

la

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES

de PARIS

par

Arlette ROUGEUL - BUSER

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

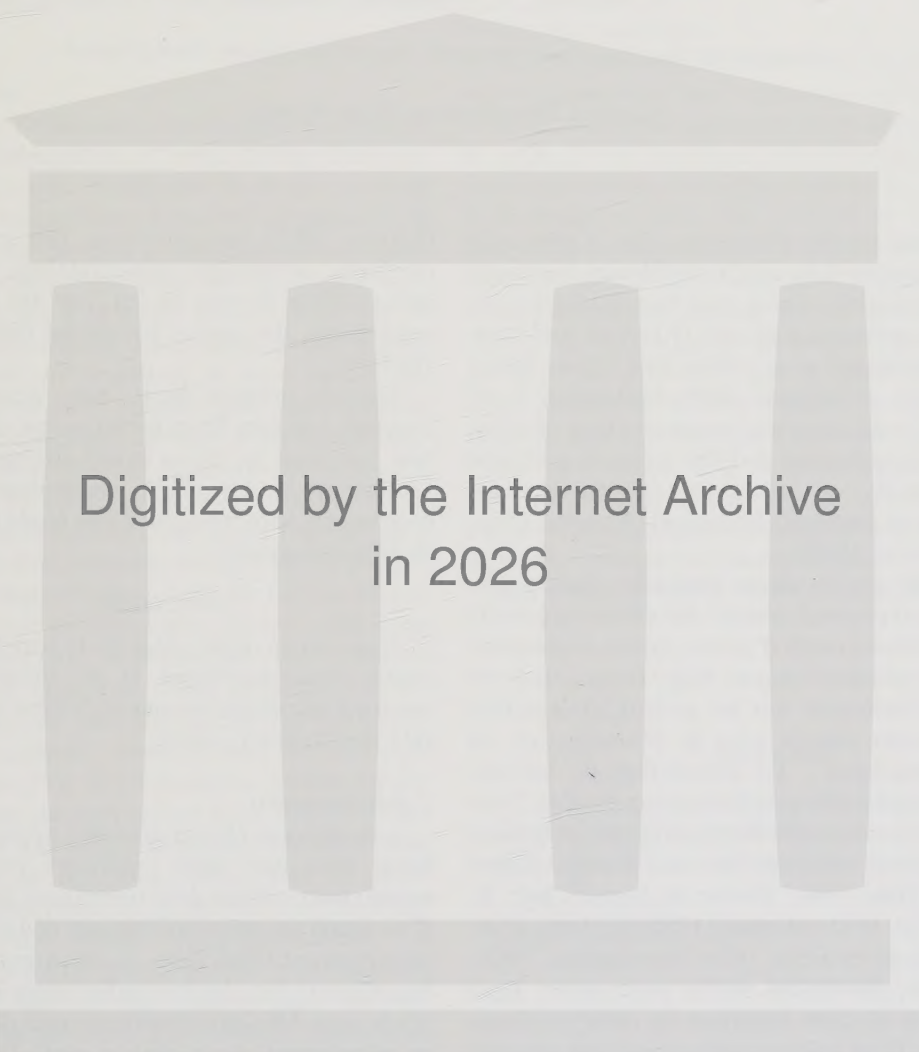
Sujet de la Thèse :

"Étude de certains comportements moteurs et de leur expression
électrocorticographique chez le chat libre"

Soutenue le 24 Avril 1969 devant la Commission d'Examen

M. A. M. MONNIER	:	Président
M. P. DELL	:	Rapporteur
M. Y. GALIFRET	:	Examineur





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552212_0005

EFFETS COMPORTEMENTAUX ET ÉLECTROGRAPHIQUES DE STIMULATIONS ÉLECTRIQUES DU THALAMUS CHEZ LE CHAT LIBRE¹

A. ROUGEUL, C. PERRET ET P. BUSER

Laboratoire de Neurophysiologie Comparée², Faculté des Sciences, Paris (France)

(Accepted for publication: March 10, 1967)

Il a été possible d'observer, chez le chat et le singe libres éveillés, que la stimulation électrique du noyau caudé, connue pour être suppressive de l'activité motrice en général (Akert et Anderson 1951; Buchwald *et al.* 1960, 1961; Doty 1961; Rubinstein et Delgado 1963; McLennan *et al.* 1964) pouvait, dans des conditions bien définies, agir électivement sur certains types de motricité conditionnée, en épargnant les mouvements naturels ou habituels à l'animal (Rougeul 1963; Kitsikis *et al.* 1966).

Il était permis de se demander dans quelle mesure on pourrait obtenir des effets suppressifs comparables à partir d'autres régions télencéphaliques ou diencéphaliques. Notre choix s'est porté tout naturellement sur les noyaux thalamiques couramment classés sous la dénomination de "non-spécifiques". La stimulation de certains d'entre eux semble en effet provoquer, chez l'animal libre, comme celle du noyau caudé, un blocage de l'activité motrice, ou un assoupissement (W. R. Hess 1944; Hunter et Jasper 1949; R. Hess *et al.* 1950; Monnier 1950; Akimoto *et al.* 1956; Bloch et Hebb 1956; Parmeggiani 1962). En outre, des études sur la préparation aiguë apportent d'autres exemples de cette similitude d'action. C'est ainsi que chez l'animal anesthésié au chloralose, la stimulation du thalamus médian provoque (Buser *et al.* 1961; Schlag et Balvin 1963; Zilber et Buser 1963), comme celle du noyau caudé (Krauthamer et Albe-Fessard 1961, 1965; Demetrescu et Demetrescu 1962; Fox et

O'Brien 1962) une inhibition des projections corticales sensorielles non-primaires, et par là même affecte la mise en jeu, par des afférences sensorielles, du tractus pyramidal (Buser *et al.* 1965).

Dans la présente étude, nous nous sommes attachés à utiliser la même situation expérimentale que pour le noyau caudé (Rougeul 1963). L'observation des effets comportementaux a toujours été accompagnée d'une étude des activités électrocorticales.

TECHNIQUES

Nous avons utilisé vingt chats porteurs d'électrodes d'enregistrement et de stimulation, et soumis à un conditionnement du type instrumental à renforcement positif.

Conditionnement

Les animaux étaient dressés à appuyer sur un levier avec une patte antérieure (toujours la même) pour obtenir de la nourriture, à l'audition d'un signal sonore conditionnant constitué d'une série de pips brefs à 2/sec. Aucun appui ne devait être effectué dans les intervalles entre les séquences de sons. Dès les premières séances de dressage, on enregistrait, pour chaque essai, la séquence de stimuli sonores et le signal de déclenchement du levier par l'appui; ainsi pouvait être évaluée la "latence" de l'appui, définie comme le temps qui sépare le début des sons, du moment de l'appui. Le plus grand soin était pris pour obtenir des mouvements d'appui aussi stéréotypés que possible, l'animal étant maintenu dans un hamac et le levier placé dans une position définie. Un tel

¹ Ce travail a bénéficié d'une subvention de la DGRST (Comité Fonctions et Maladies du Cerveau).

² 9 quai Saint Bernard, 75-Paris 5^e.

conditionnement devait être acquis après 1 ou 2 séances de dressage, suivies d'une quinzaine de séances quotidiennes de 20 essais; les sujets réalisaient alors l'appui conditionné avec une latence de l'ordre de 1-2 sec pendant plus de 30 essais (Fig. 4, A); sinon ils étaient rejetés. Le conditionnement étant alors considéré comme stabilisé, on procédait à l'implantation des électrodes.

Implantation

Celle-ci s'effectuait sous anesthésie chirurgicale au Nembutal (i.p., 65 mg/2,250 kg). Des électrodes corticales, constituées de vis de 1 mm de diamètre, étaient fixées dans l'os, au-dessus de la région sensori-motrice et des aires latérale antérieure, suprasylvienne antérieure et ectosylvienne contralatérales à la patte active. Deux fils de cuivre isolés chacun sous gaine souple étaient insérés dans un muscle de la patte active; sur chaque fil, un point dénudé situé dans la masse musculaire elle-même servait d'électrode de dérivation; le muscle ainsi implanté était toujours, dans ces expériences, le *clavo-trapezius*, des observations préliminaires nous ayant indiqué qu'il est l'un des tout premiers muscles mis en jeu lors du mouvement d'appui. Tous les fils de dérivation, corticale ou musculaire, étaient reliés à un même connecteur, et l'ensemble rendu solidaire du crâne au moyen de résine acrylique. On implantait d'autre part des guides (généralement deux par animal) destinés aux électrodes de stimulation (Fig. 1); ces guides étaient dirigés obliquement de haut en bas et de dehors en dedans, dans des plans frontaux Horsley-Clarke intéressant le thalamus (plans A10 et plans voisins); l'extrémité du guide était amenée à une position bien définie stéréotaxiquement, au voisinage des structures à étudier, mais latéralement et au-dessus d'elles: chaque guide déterminait ainsi la direction d'un trajet d'exploration traversant plusieurs noyaux.

Chaque sujet faisait l'objet d'un contrôle électrophysiologique immédiatement après l'implantation, donc encore sous l'effet de la narcose barbiturique. Une électrode était enfoncée à travers chaque guide, et l'on enregistrerait sur le cortex les éventuelles réponses à la stimulation du thalamus pratiquée millimètre par millimètre sur un long trajet; la présence de réponses de type

soit recrutant, soit augmentant, permettait de repérer, d'après les critères classiques (Dempsey et Morison 1942; Jasper 1949), l'emplacement des structures thalamiques dont l'effet serait ultérieurement testé, et ainsi de vérifier électrophysiologiquement les données stéréotaxiques de l'implantation.

Protocole d'expérience

Les séances expérimentales proprement dites ne commençaient que 5 jours au moins après l'opération; il était nécessaire de s'assurer, avant d'appliquer les premières stimulations thalamiques, que les latences avaient retrouvé des valeurs équivalentes à celles des séances de contrôle préopératoires (cf. Fig. 4). Au début de chaque séance, une électrode stimulatrice, bipolaire concentrique à pointes séparées par 0,5 mm, dont on déterminait la longueur au moyen d'une bague d'arrêt, était introduite par le guide (Fig. 1); pour stimuler en un autre point du trajet lors de la même séance, on sortait l'électrode du guide, et on déterminait une nouvelle longueur sur l'électrode. Ces longueurs étaient calculées pour atteindre les structures choisies, en se basant sur les coordonnées de l'extrémité du guide.

Les stimuli centraux délivrés étaient des chocs

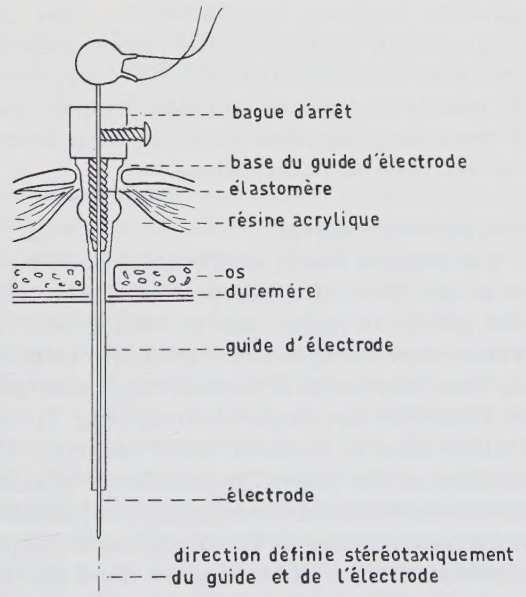


Fig. 1

Schéma du dispositif de stimulation par électrode mobile, en place.

rectangulaires dont on avait choisi les paramètres optimaux de durée d'intensité et de fréquence; les raisons du choix de ces paramètres (1 msec, 1 mA, 7/sec) sont exposées dans les Résultats. L'intensité appliquée était contrôlée à l'aide d'un circuit accessoire placé en dérivation sur le circuit de stimulation et branché sur un oscilloscope étalonné.

Les séquences de stimulations duraient de 5 à 10 sec. Pour l'étude de l'effet sur l'appui conditionné, chaque séquence était déclenchée soit en même temps que le signal conditionnant, soit 1-2 sec avant celui-ci (*cf.* Fig. 3, *B*), et l'accompagnait pendant 3-4 sec; la stimulation cessait alors, tandis que le signal conditionnant était poursuivi jusqu'à l'appui sur le levier. Pour l'étude de l'effet sur la préhension de nourriture (cubes de viande crue) avec la patte, on commençait à délivrer la séquence de stimulation 1-3 sec avant de déclencher l'avance du plateau de nourriture.

Entre les essais avec stimulation centrale, on intercalait, à titre de témoins, des essais sans stimulation, comportant le signal sonore conditionnant seul. De temps en temps l'on pratiquait des séances de contrôle sans stimulation.

Outre l'enregistrement sur scripteur des stimuli et de l'appui, les séances postopératoires comportaient toujours, simultanément, celui de l'activité électrocorticale (cortex sensori-moteur) ainsi que de l'activité du muscle clavo-trapezius. En général les réponses corticales évoquées par la stimulation électrique étaient en outre observées sur oscilloscope cathodique.

Vérification histologique

Les animaux étaient sacrifiés après 2 ou 3 mois de travail. Sous anesthésie profonde, le cerveau était perfusé au Ringer, puis au formol; prélevé, il était coupé à congélation et les coupes colorées au Nissl. On repérait la position du guide et celle de l'extrémité de chaque électrode (Fig. 2); on évaluait ainsi la longueur totale du trajet. La localisation des points intermédiaires stimulés était alors estimée par intrapolation, connaissant la longueur mesurée de l'électrode avant chaque pénétration. On a pu constater en outre que, de façon générale, la gliose était notablement plus réduite avec les électrodes mobiles qu'avec des électrodes implantées à demeure.

RÉSULTATS

On considérera successivement les deux aspects complémentaires de ce travail, comportemental, puis électrographique.

I. Action de Stimulations Thalamiques Sur L'Activité Motrice

Nous avons cherché si la stimulation thalamique exerce des effets d'une part sur le mouvement conditionné d'appui sur un levier, et d'autre part sur des mouvements que le chat est capable d'exécuter d'emblée, dans notre situation expérimentale, sans apprentissage préalable, et que nous qualifierons d'"habituels"¹.

A. Effet sur le mouvement conditionné

Le mouvement conditionné au stimulus sonore comporte généralement, tout d'abord une *orientation* plus ou moins visible qui se traduit par une rotation de la tête vers le levier ou vers le lieu où doit apparaître la nourriture, puis le *mouvement d'appui* proprement dit, repérable avec précision sur l'enregistrement électromyographique; l'appui est lui-même suivi d'un *mouvement de préhension* de la nourriture avec la patte.

1. Aspects généraux

Nous avons constaté que la stimulation de nombreux points thalamiques empêche le mouvement d'appui conditionné d'apparaître. De plus, un certain nombre d'expériences basées sur un protocole un peu différent, et sur lesquelles nous reviendrons plus loin, a pu montrer qu'il est possible d'arrêter ce mouvement alors qu'il a déjà débuté (Fig. 5). Nous décrirons l'aspect de la suppression du mouvement dans ces deux cas.

En ce qui concerne les paramètres de stimulation, des expériences préliminaires nous ont montré que des chocs rectangulaires d'une durée de 1 msec, à la fréquence de 7/sec représentent des paramètres optimaux; pour ce qui est de l'intensité, il eût été logique de chercher pour

¹ Terme volontairement imprécis, désignant soit des activités innées, soit des mouvements usuels de la vie courante, que l'animal a dû apprendre précocement au cours de son existence.

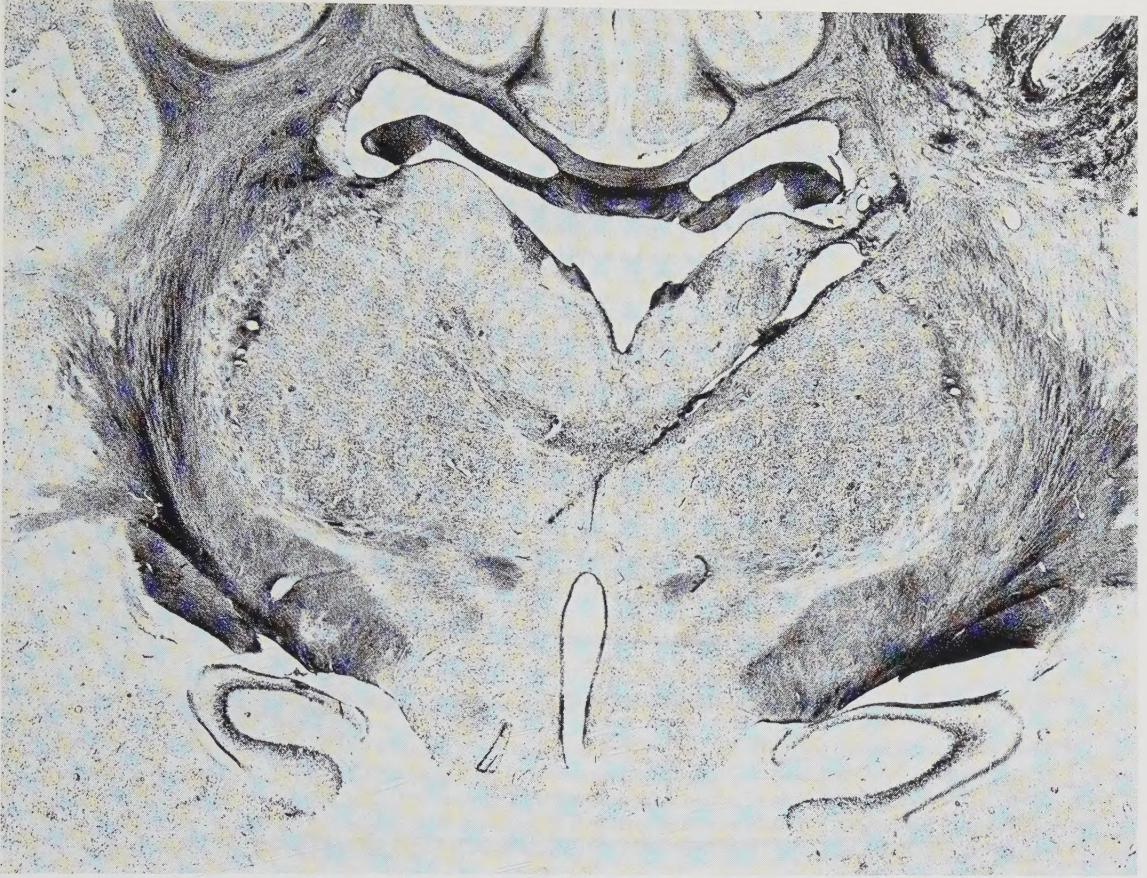


Fig. 2

Coupe frontale de thalamus. Plan Horsley-Clarke A10. On voit la trace laissée par les électrodes mobiles obliques; la partie supérieure élargie de la trace marque l'emplacement de l'extrémité du guide (Nissl).

chaque point le seuil d'obtention d'un effet. Or, étant donné le nombre limité d'appuis successifs que peut réaliser un animal au cours d'une séance quotidienne, nous avons en général préféré comparer plusieurs points thalamiques en utilisant la même intensité, fixée à 1 mA. Ainsi dans les effets qui vont être décrits la variable sera la localisation de l'électrode et non l'intensité de la stimulation.

a. *Action sur la mise en route du mouvement conditionné.* La stimulation thalamique étant délivrée à fréquence basse (7/sec) on peut observer des effets suppressifs de la motricité plus ou moins importants, dépendant de la localisation de l'électrode stimulatrice.

— *effet maximal.* Dans certains cas (Fig. 3, B) non

seulement le geste appris n'est pas exécuté, mais de plus cette suppression touche toute activité motrice: la position reste fixe, la tête immobile et sans expression émotive; l'électromyogramme témoigne d'une activité tonique normale, sans aucune manifestation phasique. Seuls des mouvements de la queue peuvent être observés, encore que peu amples. A l'arrêt de la stimulation, les signaux sonores continuant à être délivrés, on voit s'amorcer une orientation vers le levier, immédiatement suivie d'une activation musculaire de la patte effectrice. Cette activation survient parfois moins de 0,5 sec après la fin de la stimulation, en sorte que l'appui s'effectue à partir de ce moment avec un délai très inférieur à la latence moyenne (1-2 sec) de l'appui normal. Toutefois

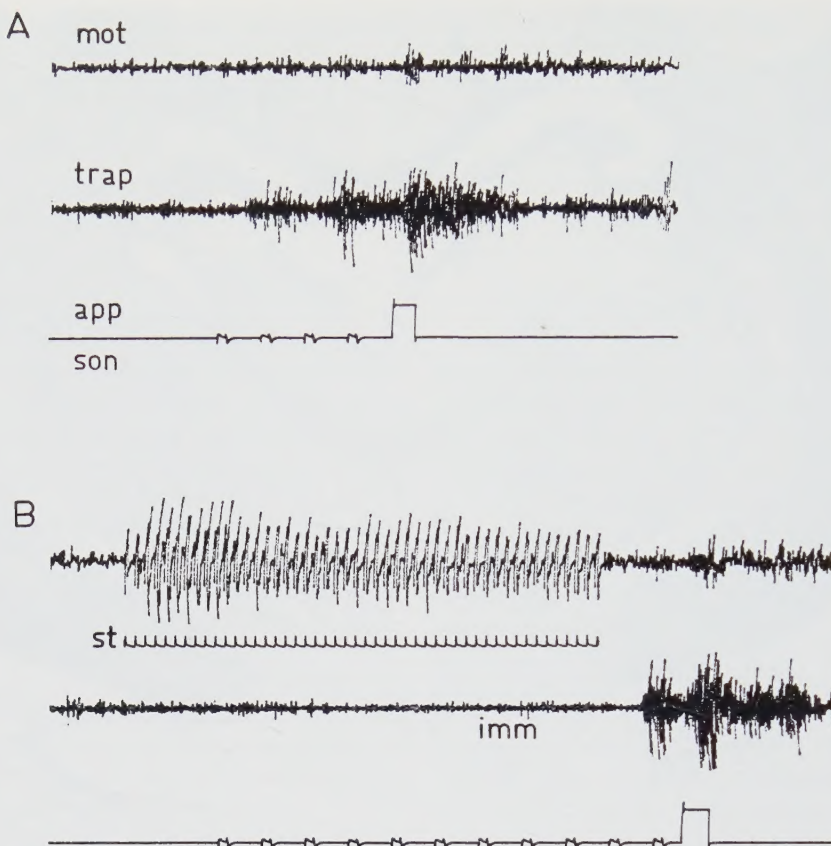


Fig. 3

Action de la stimulation d'un noyau thalamique de la ligne médiane sur la réalisation de l'appui conditionné.

A: Témoins. *mot*: activité électrique du cortex moteur; *trap*: électromyogramme du muscle clavo-trapezius de la patte active; *app*: signal rectangulaire de déclenchement du levier par l'animal; *son*: signal sonore conditionnant à 2/sec.

B: Stimulation centrale (*st*; point repéré dans le noyau centralis medialis) accompagnant le signal conditionnant: réponses recrutantes, immobilité du sujet (*imm*), qui n'effectue le mouvement d'appui qu'après la cessation des stimuli centraux.

il ne s'agit pas d'une réponse conditionnée à la stimulation centrale ou à son interruption (généralisation), car nous avons maintes fois vérifié que cette seule stimulation donnée en l'absence du signal sonore conditionnant ne provoquait pas d'appui.

Dans d'autres cas, la stimulation semble posséder un post-effet, de durée variable: il faut une ou plusieurs secondes avant que l'animal sorte brusquement de son immobilité pour effectuer le geste d'appui. Lorsqu'à l'essai suivant (témoins), on présente le signal sonore seul, l'appui a une latence normale (Fig. 4, *B*).

— *effet modéré*. Généralement l'effet de la

stimulation n'est pas aussi complet, en ce sens que la position du corps reste fixe, mais que l'orientation de la tête est bien visible pendant la stimulation; parfois s'ébauche un geste d'apparence stéréotypée et ralenti, de la patte. L'appui réel n'a lieu qu'après la cessation de la stimulation, avec un délai variable.

— *effet faible ou nul*. L'appui est alors exécuté pendant la stimulation. Dans ce cas, ou bien la latence est augmentée, ou bien elle est du même ordre que celle des essais témoins comportant le signal sonore seul (Fig. 4, *B*, premiers essais avec stimulation).

b. Action sur le mouvement en cours d'exécu-

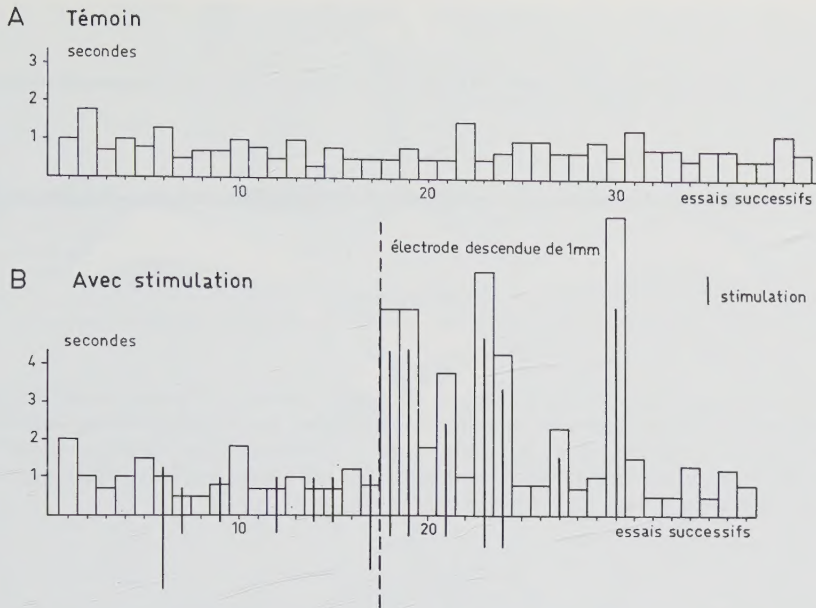


Fig. 4

Action de stimulations thalamiques sur la latence des appuis conditionnés.

A: Courbe d'évolution des latences des appuis successifs au cours d'une séance-témoin postopératoire sans stimulation.

B: Séance suivante: lors de 14 essais, le signal conditionnant est précédé puis accompagné d'un train de stimuli d'une durée variable (1 à 6 sec) symbolisé par un trait vertical, appliqué dans la région comprenant les n. dorso-médian et centre médian-parafasciculaire (plan A7; 1 msec, 1 mA, 7/sec). 17 premiers essais: pour une première position de l'électrode, la stimulation n'a pas d'effet sur l'appui conditionné, qui survient avec une latence normale; essais suivants: pour une position légèrement plus profonde de l'électrode, l'appui ne survient qu'après la cessation des stimuli; les latences des essais-témoins restent dans des limites normales.

tion. Au cours d'un certain nombre d'expériences, lorsque la stimulation se révélait efficace pour empêcher la mise en route du mouvement, nous avons utilisé un protocole plus compliqué: après la cessation du train de stimuli, on déclenchait un second train dès que le sujet soulevait la patte pour amorcer le mouvement d'appui (Fig. 5; exemple analogue Fig. 7, D). Dans ce cas l'effet suppressif s'exerçait sur le mouvement commencé: très tôt après l'application des nouveaux stimuli l'animal reposait la patte sur le sol; il reprenait son mouvement après la cessation définitive de la stimulation.

2. Caractéristiques de la suppression motrice

Les résultats obtenus sont reproductibles, toutes choses égales d'ailleurs (position de l'électrode, paramètres de stimulation) d'un essai à l'autre et en général d'une séance à l'autre. Nous avons maintes fois cherché, sans jamais les trou-

ver, des signes d'une habitude à une stimulation donnée, laquelle deviendrait, par exemple, au cours d'une séance, moins efficace au fur et à mesure des essais successifs.

D'autre part, les latences des appuis dans les essais témoins qui suivent immédiatement celui ayant comporté une stimulation centrale, sont normales (Fig. 4): il n'y a donc pas de prolongement de l'action suppressive au-delà de la fin de cette stimulation, dont l'effet semble ainsi *phasique*; on sait qu'il en est de même pour le noyau caudé dans une situation expérimentale identique. Mais ici une question se pose: on sait en effet que certains auteurs ont insisté, à propos du noyau caudé (Buchwald *et al.* 1961; Rougeul 1963, 1965) sur le fait que la répétition des stimulations, au cours d'une séance de conditionnement, conduisait régulièrement à un état d'hypoactivité et d'assoupissement, tout au moins chez le chat (effet *tonique*); or nous n'avons jamais observé

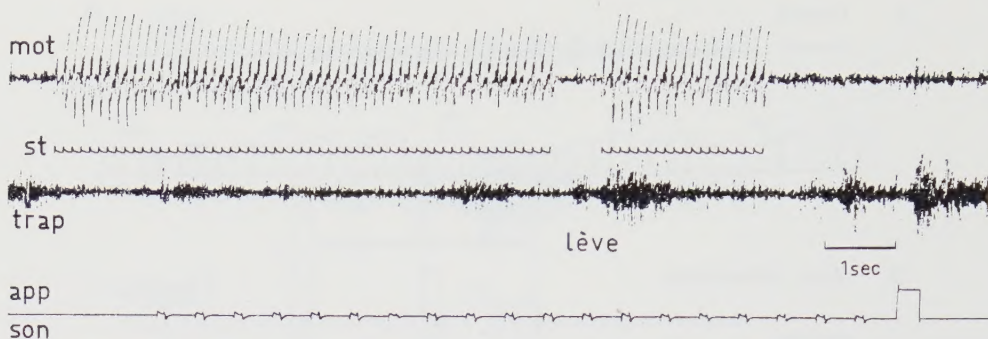


Fig. 5

Action de la stimulation d'un noyau thalamique de la ligne médiane sur le mouvement d'appui en cours d'exécution. Succession de deux trains de stimuli efficaces: lors du premier train, l'animal n'effectue pas l'appui; après la fin de ce train, amorce de mouvement d'appui (lève); un second train appliqué dès l'élévation de la patte fait reposer celle-ci sur le sol; l'appui n'est effectué que plus d'1 sec après l'interruption du second train. Abréviations: *cf.* Fig. 3.

un tel effet au cours des stimulations thalamiques, avec les paramètres choisis; en revanche, en dehors de la situation de conditionnement, la stimulation régulière, nettement plus prolongée, et à très basse cadence (1/sec) de points ayant par ailleurs une action suppressive sur la motricité, nous a paru faciliter l'assoupissement. Il semble donc que, dans le cas des stimulations thalamiques, à l'inverse de ce qui se passe pour les stimulations striatales, les effets *phasique* et *tonique* n'interfèrent pas.

3. Variation des effets en un point donné en fonction des paramètres de stimulation

Ainsi que nous l'avons précisé au début de ce chapitre, nous avons maintenu les paramètres de la stimulation et modifié la position de l'électrode. Dans un nombre limité de cas, nous avons cherché au contraire, l'électrode restant en place, comment se modifiait l'effet suppressif lorsque l'on faisait varier l'un ou l'autre de ces paramètres: fréquence, intensité.

C'est ainsi que, en un point efficace, l'effet dépend essentiellement de la fréquence: il s'atténue lorsqu'on abaisse celle-ci jusqu'au-dessous de 2/sec; il disparaît ou prend d'autres caractères lorsque la fréquence s'accroît au-delà de 10/sec. Pour la fréquence optimale de 7/sec, la suppression se manifeste, dans les meilleures conditions d'obtention, avec la même durée des chocs, pour des intensités de l'ordre de 0,2 mA, et ne se modi-

fie plus, qualitativement, pour des valeurs supérieures, qui n'ont jamais dépassé 2,5 mA dans nos expériences.

Pour l'ensemble de paramètres optimaux choisi, appliqué en un point efficace, une modification minime de la position de l'électrode peut changer complètement l'effet de cette même stimulation ou l'annuler. Une telle annulation signifie que la pointe de l'électrode est passée d'une zone active à une région voisine inactive. On peut évidemment alors retrouver un effet suppressif en accroissant l'intensité de la stimulation dans des proportions sensibles (jusqu'à 2 mA ou davantage). Le fait toutefois qu'il existe un gradient spatial important, traduisant une faible diffusion des lignes de courant autour de l'électrode bipolaire, nous a paru autoriser une localisation dans le diencephale de zones suppressives et d'autres qui ne le sont pas.

4. Localisation des zones suppressives

En regroupant les résultats obtenus sur tous les animaux, nous avons essayé de définir à quelles structures anatomiques correspondaient les zones suppressives mises en évidence. Toutefois il existe un facteur d'imprécision qui rend illusoire une détermination exacte; en effet nous ne pouvons connaître avec certitude, en examinant les coupes histologiques, que le trajet des électrodes (*cf.* Techniques): la localisation des différentes positions de la pointe de l'électrode



effet cx effet comp

○	—	—
⊙	+	—
●	+	+

Fig. 6

Disposition des points actifs et non actifs repérés dans le plan frontal Horsley-Clarke A10 (6 chats). Légende du tableau: effet comp: effet suppressif sur le comportement moteur quelqu'il soit; effet cx: effet électrophysiologique se traduisant par l'apparition de réponses de type recrutant et d'activités en fuseau sur le cortex frontal. Noter qu'il n'y a jamais d'effet comportemental sans effet cortical. CL: n. central latéral; LD: n. latéral dorsal; LP: n. latéral postérieur; MD: n. dorso-médian; NCM: n. centralis medialis; Pc: n. paracentral; RE: n. reuniens; VL: n. ventral latéral; VM: n. ventral médian; VPL: n. ventral postéro-latéral (ventro-basal).

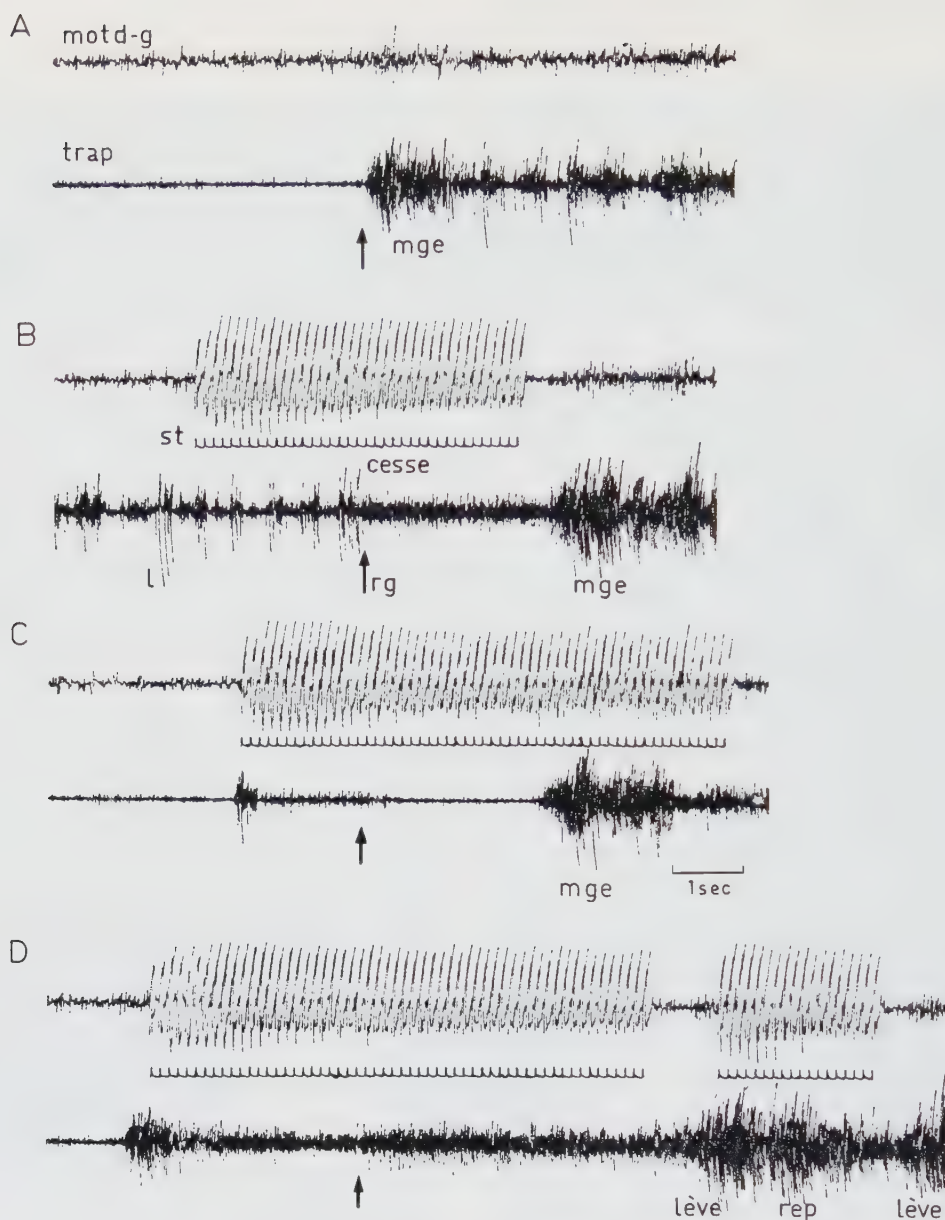


Fig. 7

Effets de la stimulation de noyaux thalamiques de la ligne médiane sur les mouvements "habituels". A: Témoin: dès l'ouverture télécommandée (flèche) du volet qui cache la nourriture, on voit sur l'EMG du clavo-trapezius (trap) l'activation liée au mouvement de préhension (mge).

B: La stimulation centrale (st; point repéré dans le n. centralis medialis) appliquée pendant une activité de léchage (l) n'interrompt pas celle-ci; l'ouverture du volet la fait cesser (cesse) et provoque une orientation immédiate de l'animal (rg), qui cependant n'effectue la préhension qu'après la fin des stimuli.

C: La stimulation, d'intensité plus faible, est moins efficace: elle retarde mais n'abolit pas la préhension.

D: Succession de deux trains de stimuli efficaces (point repéré dans la bordure latérale et ventrale du n. dorso-médian): au premier train, l'animal n'effectue pas la préhension, malgré l'augmentation de l'activité musculaire à l'ouverture du volet (flèche). Après la fin de ce train, amorce de préhension (lève); un second train appliqué dès l'élévation de la patte fait reposer celle-ci sur le sol (rep). Préhension effectuée après l'interruption définitive des stimuli (lève).

La stimulation évoque dans tous les cas des réponses recrutantes sur le cortex moteur (mot), quel que soit l'effet sur le comportement. Toutes ces observations ont été relevées au cours de la même séance.

stimulatrice, hormis la plus profonde, ne peut être déterminée qu'indirectement, par intrapolation, en se fiant aux chiffres des longueurs d'électrode relevés au cours des expériences; de plus il peut exister, d'un jour à l'autre, une petite variation de position de la pointe pour une même longueur mesurée: mais cette erreur, d'après notre expérience, est du même ordre de grandeur que celle due à l'intrapolation.

D'après cette technique, et sans nous cacher les risques d'erreur qu'elle recèle, nous avons localisé les points dont la stimulation était efficace, dans les noyaux suivants (Fig. 6, *A*: cercles noirs): (a) noyaux de la ligne médiane et avoisinants: rhomboïdal, centralis medialis, reuniens, ventral médian, dorso-médian dans sa région ventrale; (b) noyaux intralaminaires: paracentral et central latéral; (c) centre médian (et quelques points de la zona incerta).

Nous avons d'autre part localisé les points inefficaces dans les structures suivantes (Fig. 6, *A*: cercles blancs): (a) noyaux thalamiques "associatifs": dorso-médian dans sa majeure partie, latéral postérieur, latéral dorsal, pulvinar; (b) relais thalamiques "spécifiques": noyau ventro-basal, corps genouillés latéral et médian; (c) quelques zones mésencéphaliques: grisea centralis, formation réticulée tegmentale.

Dans la plupart des cas, la stimulation de points de ces dernières régions, au moins pour les paramètres fixés, n'a déterminé aucun effet apparent sur la motricité. Toutefois la stimulation de quelques points, appartenant au noyau ventro-basal, et au corps genouillé médian (magnocellularis) proche du noyau ventro-basal, a suscité l'apparition de clonies au rythme des stimuli. Tout d'abord celles-ci empêchaient le mouvement, mais dès le 3^e ou 4^e essai, une habituation survenait, en sorte que l'animal effectuait les mouvements attendus, les clonies provoquant au pire une certaine maladresse de leur exécution, mais non leur suppression. Des clonies analogues sont apparues lors de la stimulation, suppressive cette fois, d'un point que nous avons localisé dans le noyau paracentralis.

Chez les chats qui présentaient des trajets destinés à étudier l'effet de la stimulation du noyau ventral latéral, les points explorés se sont toujours trouvés localisés à proximité immédiate du noyau ventro-basal; aussi ne ferons-

nous pas état ici des résultats qui s'y rapportent.

B. Action sur l'activité motrice "habituelle" à l'animal

Afin de pouvoir comparer systématiquement l'action de la stimulation thalamique et sur le mouvement conditionné et sur une activité motrice d'un autre type, nous avons surtout étudié un mouvement habituel bien déterminé, et aisément reproductible: la préhension directe de nourriture avec une patte. En outre, nous avons cherché à voir si la même stimulation se montre efficace sur d'autres catégories de mouvements.

1. Préhension de nourriture

Dans l'étude sur le noyau caudé, il était apparu qu'une stimulation qui supprimait le mouvement conditionné était en revanche inactive sur le mouvement de préhension de nourriture avec la patte, activité gestuelle "habituelle" chez le chat. L'observation s'effectuait en déclenchant directement, sans l'intermédiaire de l'appui sur le levier, le système de distribution de nourriture (Fig. 7, *A*, flèche). Cette dernière se trouvait à une certaine distance de l'animal, qui ne pouvait la saisir qu'en utilisant une patte antérieure (Fig. 7, *A*: mge).

Nous avons pu observer que, contrairement à la stimulation du noyau caudé, la stimulation thalamique appliquée en certains points, efficaces sur le mouvement conditionné, est également capable, avec les mêmes paramètres, de supprimer le mouvement de préhension. Sur la Fig. 7 on voit en *B* que, durant la stimulation du n. centralis medialis, l'animal ne saisit pas la nourriture présentée à l'instant désigné par la flèche; il ne le fait qu'après la fin de la stimulation. Dans cette situation expérimentale également, on peut agir sur le mouvement de préhension en cours d'exécution: sur la Fig. 7 en *D*, un second train de stimuli arrête le mouvement d'élévation de la patte (lève), qui est reposée sur le sol (rep). Il faut remarquer qu'il est possible de diminuer dans une certaine mesure l'efficacité de la stimulation en accroissant la motivation ou le degré d'attention de l'animal: l'approche de l'opérateur, des appels réitérés, un morceau de viande remué devant ses yeux peuvent le faire sortir de son immobilité, mais on n'obtient que des mouvements limités d'approche, de rotation de la tête, ou de préhension de nourriture avec la gueule.

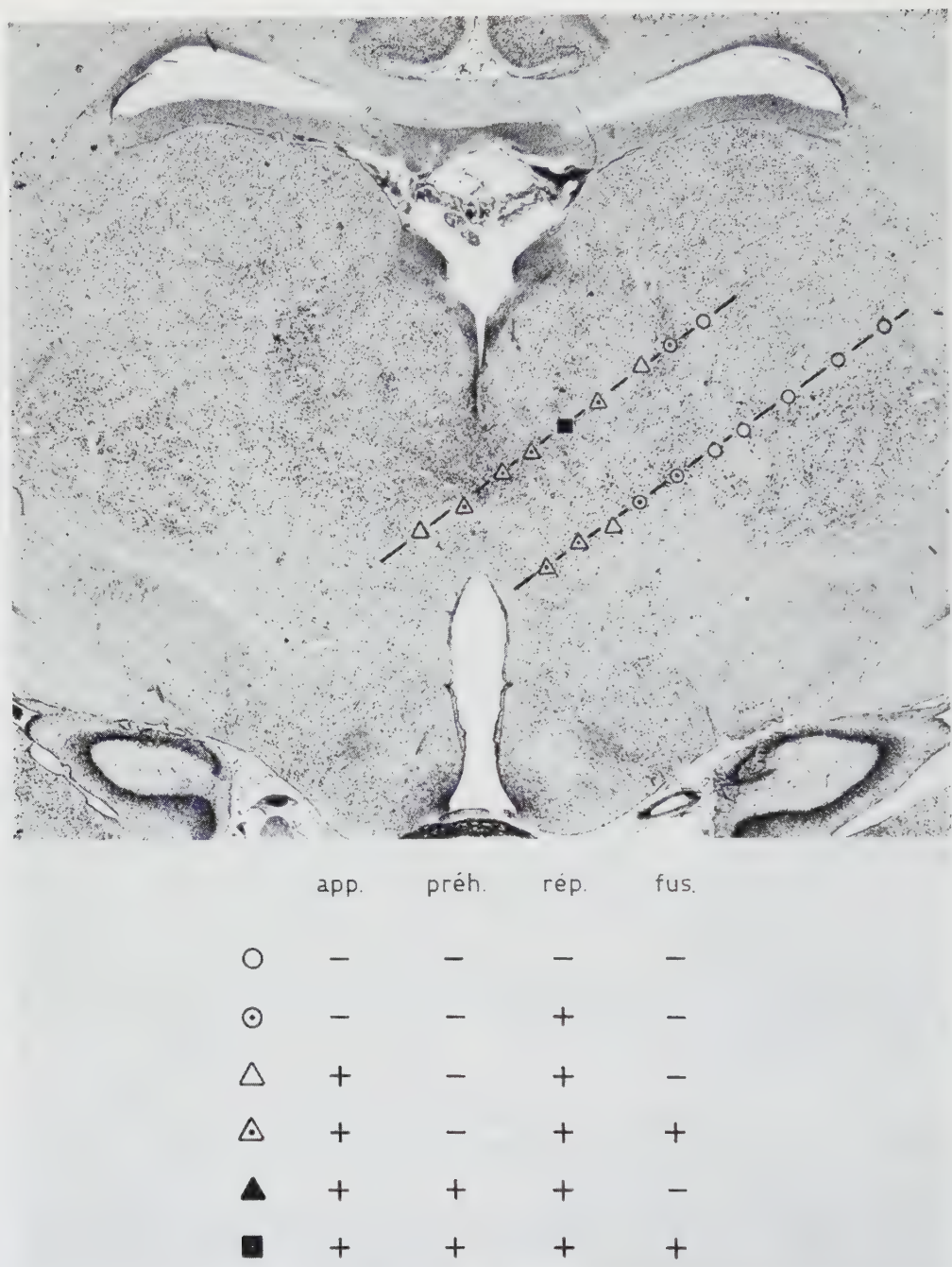


Fig. 8

Disposition de points actifs repérés dans le plan frontal Horsley-Clarke A10 (6 chats). Légende du tableau: app.: effet sur l'appui; préh.: effet sur la préhension avec la patte; rép.: production de réponses de type recrutant; fus.: production d'un fuseau au choc isolé; cercles: absence d'action sur le comportement; triangles blancs: action suppressive sur l'appui conditionné seulement; symboles noirs: action à la fois sur l'appui et sur la préhension avec la patte (mouvement "habituel"). Exemple de 2 explorations. Le trajet supérieur rencontre un point suppressif à la fois de l'appui conditionné et de la préhension avec la patte; le trajet inférieur n'en comporte pas.

L'action sur le mouvement de préhension avec la patte peut s'observer, lorsqu'une telle stimulation efficace est appliquée juste à la fin du mouvement d'appui conditionné: il arrive alors que la patte demeure sur le levier abaissé, et que l'animal reste à portée de la nourriture sans la saisir.

2. Autres catégories de mouvements

Il est net, tout d'abord, que la première phase de la réponse motrice conditionnée n'est que rarement supprimée: il s'agit de l'orientation de la tête vers le levier ou le lieu d'apparition de la nourriture. De même, lorsque l'on présente directement au sujet le plateau de nourriture, même lorsqu'il ne se saisit pas de celle-ci, l'attitude du sujet montre clairement pour le moins un mouvement de la tête vers le plateau (Fig. 7, B: rg).

Les stimulations les plus efficaces peuvent d'autre part arrêter des activités motrices habituelles à l'animal et non liées à la situation de conditionnement, telles que la marche, le grattage, le piétinement, le léchage, la mastication, les mouvements de queue. Même pour des stimulations moins intenses, nous n'avons jamais observé que l'animal prit l'initiative de tels mouvements pendant l'application des stimuli, au contraire de ce qui se passe avec la stimulation du noyau caudé.

3. Relation entre les diverses modalités de suppression

Il apparaît que tous les points actifs sur le mouvement conditionné ne le sont pas sur l'activité de préhension avec la patte, dans les limites d'intensité que nous nous sommes fixées: lorsque, au cours d'une pénétration donnée (Fig. 8, trajet supérieur), l'électrode vient de quitter une zone totalement inactive (cercles blancs) pour entrer dans une zone de suppression de l'appui conditionné, dans la plupart des cas seul ce mouvement est empêché (triangles); il faut une nouvelle avance de l'électrode pour trouver un ou des points capables d'agir sur les deux types de motricité, conditionnée et "habituelle" (carré noir); en continuant son trajet, l'électrode rencontrera à nouveau des points dont la stimulation supprime le mouvement conditionné seul (triangles). Il

peut arriver aussi (Fig. 8, trajet inférieur) que l'électrode ne rencontre que des points suppressifs du mouvement conditionné et non des mouvements "habituels". De la sorte, on a généralement l'impression que l'électrode traverse une zone suppressive constituée d'un noyau actif sur les deux types de motricité, entouré d'une zone dont l'effet se limite au mouvement conditionné, et non d'une mosaïque de points à action différente. Il est intéressant de noter, en effet, qu'au cours d'une même pénétration, les points les plus actifs étaient toujours groupés, et n'étaient jamais séparés par des points moins actifs. Ces données sont moins apparentes lorsque l'on regroupe les résultats obtenus sur plusieurs trajets, chez des chats différents, et ceci tient sans doute à des erreurs par décalage introduites lors de l'appréciation de la localisation des points sur les coupes de cerveau. Il est vrai que si l'on considère les points actifs repérés sur six chats dans le plan frontal Horsley-Clarke A10 (cercles noirs de la Fig. 6), il semble que les points les plus actifs (Fig. 9, symboles noirs) se groupent essentiellement dans la région des noyaux intralaminaires, entourés médialement et ventralement par les autres points suppressifs (triangles blancs). Mais étant donné le petit nombre de points repérés, nous n'avons pas le droit de conclure qu'il en est toujours ainsi: nous avons nous-mêmes identifié dans les noyaux de la ligne médiane des points dont la stimulation supprimait la préhension de nourriture, aux paramètres fixes (exemples B et D de la Fig. 7).

Signalons d'un autre côté, que lorsqu'on fait varier l'intensité, on observe que dans les points qui manifestent la double action suppressive, le seuil de l'effet sur les mouvements habituels est toujours plus élevé que celui de l'effet sur l'appui conditionné.

II. Corrélations Électrophysiologiques

Au cours de notre étude des effets comportementaux de la stimulation thalamique à basse fréquence, nous avons enregistré systématiquement l'activité électrocorticale et pu observer ainsi divers types de réponses évoquées sur le cortex. Nous décrirons tout d'abord ces phénomènes, puis les rapports entre la présence de telles réponses et celle d'une action comportementale.

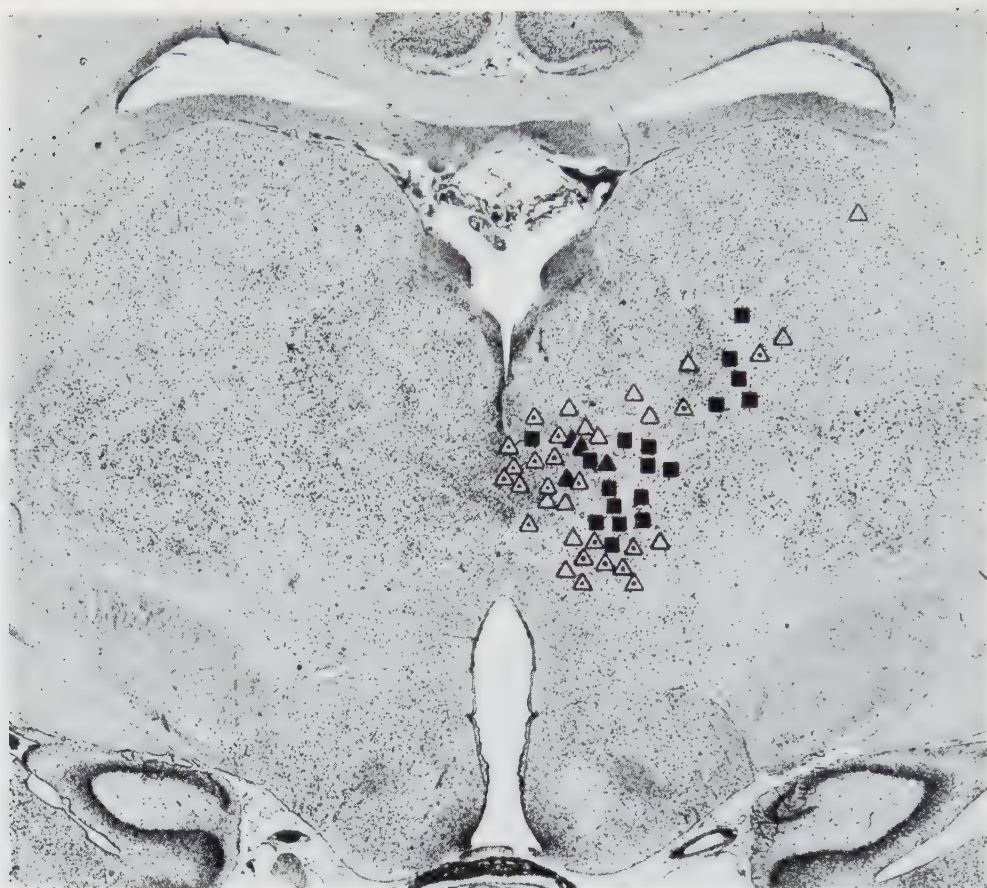


Fig. 9

Détail des différents effets produits par la stimulation des points actifs représentés sur la Fig. 6. Le tableau de la Fig. 8 donne l'explication des symboles.

A. Étude des réponses électrocorticales

Nous avons été conduits à considérer deux types de réponses: des phénomènes incrémentiels d'une part, lorsque la stimulation est répétée à la cadence de 5-8/sec, des activités en fuseaux d'autre part, en réponse à des chocs isolés.

1. Réponses incrémentielles

Nous avons retrouvé chez le chat libre éveillé les divers types de réponses incrémentielles, telles qu'elles ont été décrites classiquement, avec toutes leurs caractéristiques (réponses recrutantes, augmentantes, mixtes: *cf.* Dempsey et Morison 1942; Purpura 1959; Spencer et Brookhart 1961). De plus, sur chaque sujet, les résultats se sont montrés superposables à ceux enregistrés systématiquement sous narcose barbiturique peropératoire.

La stimulation des noyaux thalamiques intralaminaires et de la ligne médiane fait apparaître soit des réponses recrutantes typiques, purement négatives, dont la latence varie entre 15 et 30 msec, soit des réponses dont l'allure est intermédiaire entre celles des réponses purement recrutantes et augmentantes (réponses mixtes, "recruiting-like"): elles comportent en effet (Fig. 10, A) une brève positivité initiale (et parfois une deuxième positivité suivant immédiatement l'onde négative, *cf.* Sakhiulina et Merzhanova 1964 chez le chat et Pecci-Saavedra *et al.* 1965 chez le singe); leur latence, bien que longue est néanmoins dans l'ensemble légèrement inférieure à celle des réponses recrutantes pures. Pour des raisons déjà exposées ci-dessus, il ne nous est pas possible de localiser avec précision, dans tel ou tel noyau thalamique, l'origine de l'un ou l'autre type de réponse. Dans

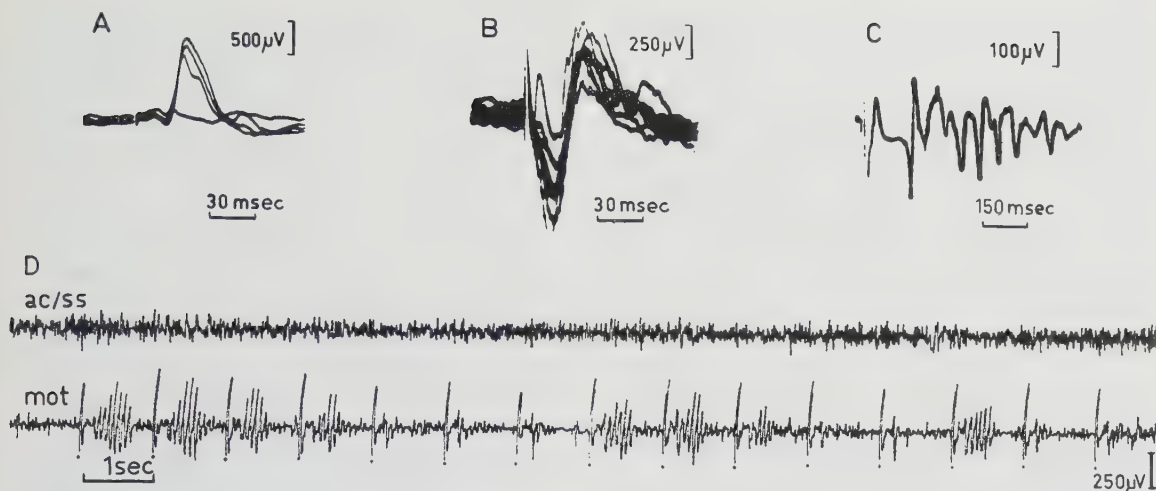


Fig. 10

Réponses du cortex sensori-moteur à la stimulation thalamique chez le chat libre. Dérivations monopolaires. Déviation vers le haut pour une négativité relative de l'électrode focale.

A: Réponse recrutante évoquée par stimulation à 7,5/sec du n. ventral médian. L'onde négative est précédée par une petite composante initiale positive.

B: Réponse augmentante, positive-négative à courte latence, évoquée par stimulation à 7,5/sec de la région des n. ventral latéral et ventro-basal.

C: Fuseau évoqué par choc isolé appliqué à la région des n. paracentral et ventral latéral.

D: Fuseaux obtenus par stimulation à 1/sec du n. centralis medialis.

les deux cas le recrutement observé subit parfois une succession de phases d'amplitude croissante puis décroissante ("waxing and waning", Fig. 3, B). D'autres fois, la réponse croît, puis se maintient à un plateau (Fig. 7).

Nous n'avons pas cherché à établir de topographie corticale systématique de ces réponses, et nous avons limité notre étude à l'activité de la région sensori-motrice, qui, selon les données classiques sur la préparation aiguë (Jasper *et al.* 1955) représente le lieu d'apparition le plus probable, sur la convexité, des réponses recrutantes pour la stimulation des différentes régions du thalamus dit "non spécifique". De fait c'est au niveau des dérivations sensori-motrices que nous avons recueilli avec le plus de constance les réponses recrutantes, bien que ces activités aient été souvent présentes également sur les autres dérivations pratiquées (latérale antérieure, suprasylvienne antérieure, ectosylvienne, ipsilatérales à la stimulation).

Enfin, la stimulation répétitive appliquée au noyau ventro-basal évoque des réponses augmentantes, positives-négatives à courte latence (Fig. 10, B).

2. Activités en fuseaux

Nous avons pu constater que la stimulation, par choc isolé, d'un certain nombre des points thalamiques étudiés ci-dessus évoque, de préférence sur le cortex moteur ipsilatéral, une activité répétitive, en forme de fuseau, déjà décrite par Dempsey et Morison (1942) et Jasper (1949). Il s'agit d'une réponse à longue latence (130–215 msec) formée d'une séquence d'ondes dont la fréquence varie, selon l'individu, de 12 à 18 c/sec (Fig. 10, C). L'amplitude du fuseau est très variable en un point donné; d'autre part les fuseaux successifs évoqués à la fréquence de 1/sec montrent une amplitude croissante puis décroissante (Fig. 10, D). Dans les cas favorables, ces fuseaux sont très semblables aux fuseaux spontanés du sommeil naturel; ils appellent étroitement aussi ceux que produit la stimulation, par choc isolé, du noyau caudé (Buchwald *et al.* 1961).

Il apparaît que dans l'ensemble, le seuil des fuseaux est plus élevé que celui des réponses recrutantes ou augmentantes. A noter que, maintes fois, les fuseaux sont réduits à leur première composante sous forme d'une déflexion à longue latence (Fig. 10, D).

B. *Étude des rapports avec l'action sur l'activité motrice*

A considérer la répartition des points thalamiques d'origine des effets comportementaux d'une part, et des modifications électrocorticales de l'autre, il semble au premier abord qu'il existe, dans nos conditions de travail, une relation constante entre les deux manifestations, comportementale et électrophysiologique.

En effet l'action sur la motricité conditionnée n'est jamais présente sans que des réponses incrémentielles n'apparaissent sur le cortex sensori-moteur. De plus il est fréquent que les points dont la stimulation touche également les mouvements "habituels" soient aussi générateurs de fuseaux. En contrepartie, dans les régions non efficaces sur les mouvements, correspondant aux noyaux associatifs (partie supérieure du n. dorso-médian, n. latéral postérieur, n. latéral dorsal), nous n'avons pratiquement jamais observé de points évocateurs de réponses incrémentielles ni de fuseaux. Ces données sont schématisées sur les Fig. 6 et 9.

Toutefois la relation entre les deux types d'effets n'est pas toujours présente: deux ordres de données montrent en particulier que ce sont les réponses recrutantes qui sont les plus aisées à obtenir, sans accompagnement d'effet comportemental. D'un côté, leur seuil d'intensité est inférieur à celui des autres manifestations; à titre d'exemple, pour un sujet, les seuils s'échelonnent, en un point donné du thalamus, de la façon suivante: apparition de réponses recrutantes: 0,2 mA; seuil d'action sur l'appui conditionné: 0,2-0,4 mA; apparition de fuseaux: 0,4 mA; seuil d'action sur la préhension de nourriture: 0,5 mA. D'un autre côté, pour une intensité donnée, lorsque l'électrode pénètre dans une région efficace, on peut voir apparaître des réponses recrutantes avant l'effet sur le comportement moteur, qui ne se manifestera que pour une avance minime de l'électrode (Fig. 8).

D'autre part il faut souligner que nous n'avons pas trouvé de relation entre le type de réponse recrutante et le degré d'effet suppressif; en effet, parmi les points à action restreinte au mouvement conditionné, et ceux à action large, on rencontre aussi bien les points évocateurs de réponses recrutantes pures, que ceux à l'origine des réponses mixtes, positives-négatives tardives.

Enfin la stimulation du groupe ventro-basal, qui induit d'une part des réponses augmentantes à courte latence, et d'autre part des fuseaux au choc isolé, provoque des mouvements cloniques, mais ne montre pas d'action suppressive.

DISCUSSION

Cette étude confirme et précise jusqu'à un certain point le rôle suppressif de la motricité exercé par la stimulation à basse fréquence du thalamus. Son action se présente sous deux aspects: en effet, selon les paramètres utilisés, on observe soit une suppression élective de l'appui conditionné, tout à fait analogue à celle décrite pour la stimulation à basse fréquence du noyau caudé (Rougeul 1963), soit un effet beaucoup plus étendu, pouvant atteindre un très large éventail d'activités motrices, rappelant "l'arrest reaction" de Hunter et Jasper (1949). Ainsi semble-t-il exister une gradation qualitative, allant du mouvement conditionné, pour lequel le seuil de suppression est le plus bas, à des gestes apparemment plus simples, habituels à l'animal, qui présentent une résistance nettement plus élevée à la stimulation. Le mécanisme d'une telle gradation d'effets pose un problème que nous n'avons pas résolu: on peut se demander si l'on provoque, en augmentant l'intensité de la stimulation, ou bien un recrutement d'éléments neuroniques, dans un système homogène, ou bien la mise en jeu progressive de systèmes différents à seuils croissants.

Quel peut être le niveau de l'action de ces effets suppressifs? Les seules indications que nous ayons sont d'ordre négatif; en effet, nous constatons d'abord que la stimulation efficace ne provoque pas de mouvements, pas de clonies, ni aucune manifestation d'émotivité, qui pourraient, secondairement, perturber la motricité générale. Par ailleurs, on observe que, d'une part, lorsque l'effet suppressif est maximal, les sujets, qui semblent immobilisés, ne présentent aucun trouble du tonus musculaire, ni de la posture: il ne s'agit donc pas d'un effet brutal portant sur les efférences motrices, en particulier au niveau spinal; d'autre part, lorsque l'effet est minimal, n'agissant sur l'initiation ou l'exécution que de l'appui conditionné, l'on peut voir que l'animal garde de nombreuses possibilités d'intégration sensori-motrice, qui lui permettent, malgré la stimulation, des actes complexes successifs,

comme de se diriger vers la nourriture, la saisir avec une patte et la manger; il arrive même que le sujet aille jusqu'à ébaucher le mouvement d'appui conditionné, mais sans parvenir à sa fin. Enfin il ne semble pas que la stimulation agisse sur les afférences sensorielles, acoustiques en particulier, à quelque niveau, par blocage, ou au contraire par facilitation, car d'un côté le sujet répond la plupart du temps au signal sonore par une orientation de la tête vers le levier, et d'un autre côté il ne réagit jamais comme si le signal avait pour lui changé de caractéristiques, provoquant une inhibition externe selon Pavlov (1928).

Il reste à penser, nous semble-t-il, que ce type de stimulation est capable de désorganiser des intégrations sensori-motrices en perturbant temporairement un ou plusieurs des systèmes de modulation qui donneraient à ces intégrations leur complexité et leur plasticité. Nous pensons d'abord aux motivations de l'animal, qui jouent, cela est évident, un rôle important dans la rapidité de décision du mouvement: il paraît certain qu'au minimum une diminution de motivation amène la disparition de l'appui conditionné, comme nous le voyons régulièrement, au cours de séances de contrôle sans stimulations, chez le chat rassasié en fin de séance, et l'on peut imaginer qu'au maximum la suppression de toute motivation conduit à l'absence de mouvements. D'autre part on doit se demander si la stimulation centrale n'influe pas sur le niveau de vigilance du sujet. En effet, les mêmes stimuli appliqués à très basse fréquence (0,5/sec) en longs trains, tendent à endormir l'animal, et l'on sait que l'on obtient un sommeil ressemblant fort au sommeil naturel en stimulant certains points du thalamus non spécifique avec des chocs longs (W. R. Hess 1949; R. Hess *et al.* 1953). Mais il ne faut pas oublier que les effets de suppression que nous observons dans nos expériences sont phasiques, ne survivant pratiquement pas à la stimulation; ils ne sont du reste jamais accompagnés d'un effet tonique de fatigue, contrairement à ce que l'on voit lors de la stimulation du noyau caudé chez le chat (Buchwald *et al.* 1961; Rougeul 1963).

D'un autre côté il paraît probable que la plupart des intégrations sensori-motrices, sinon toutes, réclament à quelque titre l'intervention de processus mnémoniques pour être adéquates; on pourrait penser en particulier que la stimulation,

perturbant de tels processus, supprime d'autant plus facilement une activité que son acquisition est plus récente. Ceci se vérifierait si l'on considère que le mouvement d'appui conditionné, appris dans les semaines précédentes, est beaucoup plus aisément supprimé que des activités motrices innées ou acquises de longue date. Mais d'autres faits desservent cette hypothèse; ainsi nous avons remarqué que l'orientation de la tête au signal, vers le levier (et non vers la source sonore), qui doit être considérée comme faisant partie de la réponse conditionnée, se montre toujours plus résistante que le mouvement d'appui appris dans la même période, et souvent même que le mouvement de préhension de nourriture avec la patte dont les chats étaient coutumiers bien longtemps avant les séances expérimentales. La date d'acquisition de l'apprentissage ne serait donc pas un facteur suffisant de la solidité de la mémorisation vis-à-vis de la stimulation centrale; d'autres éléments joueraient aussi, comme la notion de complexité de l'acte moteur, ainsi que le souligne Mahut (1964); en effet dans une situation expérimentale tout à fait différente, cet auteur montre que la stimulation du thalamus non spécifique trouble les processus de mémoire immédiate au cours de discriminations, d'autant plus que la tâche est nouvelle, mais aussi d'autant plus que la tâche est "difficile". Il est enfin intéressant de noter que des stimulations qui empêchent l'initiation du mouvement d'appui sont aussi capables d'arrêter le mouvement déjà commencé: ceci montre que l'acte moteur en question peut être modifié au cours même de son exécution.

En ce qui concerne la localisation des points suppressifs que nous avons trouvés dans le thalamus, il ne nous est pas possible d'apporter des données vraiment précises; car les examens histologiques montrent bien quels noyaux ont été traversés par les électrodes, mais on n'a pu qu'évaluer par calculs le lieu des points de stimulation (*cf.* Techniques). Nous sommes à même de dire que les points suppressifs se groupent en une région du thalamus qui comprend au moins une partie des noyaux de la ligne médiane et des noyaux intralaminaires, mais nous ne pouvons ni donner les limites extérieures exactes de cette région active, ni faire correspondre les différents points explorés avec des noyaux précis.

On sait que chez l'animal libre, la présence de

réponses incrémentielles à la stimulation répétitive de noyaux thalamiques classiquement appelés "non spécifiques" a déjà été maintes fois mentionnée. Les auteurs qui les ont décrites ont observé, les uns qu'elles ne s'accompagnaient d'aucune incidence visible sur le comportement, chez des sujets au repos moteur (Evarts et Magoun 1957 et Yamaguchi *et al.* 1964, chez le chat; Housepian et Purpura 1963 et Tsubokawa 1964, chez l'homme; ce dernier auteur signale que la stimulation ne perturbe pas la parole), les autres que la présence de réponses recrutantes allait de pair avec une "inhibition" de réponses motrices conditionnées (Grastyán *et al.* 1963; Perret et Rougeul 1964; Sakhiulina et Merzhanova 1966, chez le chat,) enfin Pecci-Saavedra *et al.* (1965) et Weinberger *et al.* (1965) observent chez le singe des réponses recrutantes qui diminuent ou disparaissent lors de l'exécution d'un mouvement conditionné. Ainsi tous ces travaux évoquent un certain parallélisme entre la présence des réponses recrutantes et l'absence de mouvements. En ce qui concerne nos expériences, la stimulation à 7/sec de tous les points suppressifs de quelque activité motrice a toujours évoqué des réponses de type recrutant sur le cortex sensori-moteur; de plus, la bande optimale de fréquences est la même pour les deux effets, électrocortical et comportemental. L'on ne peut cependant affirmer pour autant qu'il existe une relation entre ces effets, autre qu'une coexistence; car, dans nos conditions de travail, nous avons pu observer des réponses recrutantes sans effet de suppression, en particulier pour les points thalamiques à effet recrutant les plus périphériques. On constate ainsi que la région suppressive ne coïncide pas exactement avec l'ensemble des noyaux thalamiques appelés classiquement "non spécifiques", mais est plus restreinte. D'un autre côté, nous avons vu que, au sein de cette région suppressive, on trouve, pour les mêmes paramètres de stimulation, des points d'activité plus ou moins intense. Il ne s'agirait pas d'une répartition en mosaïque, car il nous a bien semblé que les points à action maximale formaient un groupe central, appartenant aux noyaux de la ligne médiane et au noyau ventral médian, autour duquel se répartissaient les points dont la stimulation n'agissait que sur le mouvement d'appui conditionné. Il est intéressant de rappeler que

d'après les travaux sur la préparation anesthésiée, la projection de ce groupe central se fait essentiellement sur le cortex sensori-moteur, ainsi que sur l'aire limbique (Hanbery *et al.* 1954; Jasper *et al.* 1955).

Signalons que nous n'avons pas trouvé, dans les effets sur le conditionnement, de différences entre les stimuli évoquant des réponses purement ou non purement négatives, analogues à celles qu'ont pu montrer Grastyán *et al.* (1963) dans une situation expérimentale du reste nettement différente.

La question du mécanisme électrophysiologique de ces actions de stimulations centrales sur la motricité reste entièrement posée. C'est d'ailleurs à dessein que nous avons toujours employé le terme de "suppression" qui ne contient aucune nuance interprétative. Rien ne nous permet en effet de penser que ces effets impliquent une inhibition neuronale, et de rapprocher nos résultats de ceux des expériences d'inhibition de projections corticales sur la préparation aiguë anesthésiée au chloralose.

RÉSUMÉ

Chez le chat libre porteur d'électrodes d'enregistrement implantées, on a pratiqué des stimulations électriques à basse fréquence (7/sec) de divers points du thalamus au moyen d'électrodes mobiles, avec les résultats suivants:

1. La stimulation de nombreux points est capable d'empêcher l'initiation et même l'exécution d'un mouvement d'appui conditionné sur un levier.

2. Parmi ces points, les uns agissent électivement sur l'appui conditionné, épargnant les autres types de mouvements, alors que d'autres peuvent supprimer, en outre, des gestes plus simples, n'ayant pas nécessité d'apprentissage au cours des expériences.

3. Tous ces points suppressifs appartiennent aux noyaux classiquement appelés "non spécifiques", ainsi qu'au noyau ventral médian du thalamus.

4. La stimulation de tous ces points sans distinction évoque sur le cortex des réponses recrutantes, soit purement négatives, soit positives-négatives à longue latence; elle évoque également, dans beaucoup de cas, une activité en fuseau par choc isolé.

5. La stimulation des noyaux relais thalamiques spécifiques n'a pas d'effet suppressif, même celle du groupe ventro-basal qui évoque sur le cortex frontal des réponses augmentantes.

6. Le mode d'action de la stimulation est discuté, ainsi que les relations entre les effets électrocorticaux et comportementaux.

SUMMARY

BEHAVIOURAL AND ELECTROGRAPHIC EFFECTS OF ELECTRICAL STIMULATION OF THE THALAMUS IN THE FREELY MOVING CAT

Low frequency (7/sec) electrical stimulation of various points in the thalamus was performed in free cats with implanted electrodes.

1. Stimulation of numerous points is capable of preventing both onset and execution of a lever-pressing conditioned movement.

2. Among these points, some act electively upon the learned movements, sparing other types of movements; others can suppress, in addition, simpler movements, those in particular which had not required any training within the duration of the experiments.

3. All suppressive points belong to nuclei currently termed "non-specific". Nucleus ventralis medialis is also effective.

4. Stimulation of all these points evokes cortical "recruiting" activities at frequencies effective for behavioural suppression. These activities are long latency waves, either purely negative or negative-positive. The same stimuli, when delivered in isolation, can also elicit cortical spindles.

5. Stimulation, with the same parameters, of thalamic specific relay nuclei has no suppressing effect, even that of the ventro-basal complex, which evokes augmenting responses on the frontal cortex.

6. The relationship between electrocortical and behavioural effects is discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- AKERT, K. und ANDERSON, B. Experimenteller Beitrag zur Physiologie des Nucleus caudatus. *Acta physiol. scand.*, **1951**, 22: 281-297.
- AKIMOTO, H., YAMAGUCHI, N., OKABE, K., NAKAGAWA, T., NAKAMURA, I., ABE, K., TORII, H. and MASAHASHI, K. On the sleep induced through electrical stimulation of dog thalamus. *Folia psychiat. neurol. jap.*, **1956**, 10: 117-146.
- BLOCH, V. et HEBB, D. O. Étude des phénomènes d'enrayement et d'activation du comportement par stimulation thalamique et réticulaire chez le rat non anesthésié. *Psychol. franç.*, **1956**, 1: 8-9.
- BUCHWALD, N. A., WYERS, E. J., CARLIN, J. and FARLEY, R. Effect of stimulation of caudate nucleus on visual discrimination in cat. *Anat. Rec.*, **1960**, 136: 172.
- BUCHWALD, N. A., WYERS, E. J., LAUPRECHT, C. W. and HEUSER, G. The "caudate-spindle". IV. A behavioral index of caudate-induced inhibition. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1961**, 13: 531-537.
- BUSER, P., ENCABO, H. et BORENSTEIN, P. Action suppressive du noyau caudé sur la réactivité réflexe du système pyramidal chez le chat. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **1961**, 253: 538-540.
- BUSER, P., ENCABO, H. et LAMARCHE, M. Action inhibitrice de certains noyaux thalamiques médians sur la mise en jeu réflexe du tractus pyramidal chez le chat. *Arch. ital. Biol.*, **1965**, 103: 448-468.
- DEMETRESCU, M. and DEMETRESCU, M. The inhibitory action of the caudate nucleus in cortical primary receiving areas in the cat. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1962**, 14: 37-52.
- DEMPSEY, E. W. and MORISON, R. S. The production of rhythmically recurrent cortical potentials after localized thalamic stimulation. *Amer. J. Physiol.*, **1942**, 135: 293-300.
- DOTY, R. W. Conditioned reflexes formed and evoked by brain stimulation. In D. E. SHEER (Ed.), *Electrical stimulation of the brain*. Univ. Texas Press, Austin, Tex., **1961**: 397-412.
- EVARTS, E. V. and MAGOUN, H. W. Some characteristics of cortical recruiting responses in unanesthetized cats. *Science*, **1957**, 125: 1147-1148.
- FOX, S. S. and O'BRIEN, J. H. Inhibition and facilitation of afferent information by the caudate nucleus. *Science*, **1962**, 137: 423-425.
- GRASTYÁN, E., SAKHIULINA, G. T. and ANGYÁN, L. Functional significance of the recruiting potential mechanism when used as conditional stimulus for the elaboration of the avoidance reflex. *Acta physiol. Acad. Sci. hung.*, **1963**, 23: 155-167.
- HANBERY, J., AJMONE-MARSAN, C. and DILWORTH, M. Pathways of non-specific thalamo-cortical projection system. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1954**, 6: 103-118.
- HESS JR., R., AKERT, K. et KOELLA, W. Les potentiels bioélectriques du cortex et du thalamus et leur altération par stimulation du centre hypnique chez le chat. *Rev. neurol.*, **1950**, 83: 537-544.
- HESS JR., R., KOELLA, W. P. and AKERT, K. Cortical and subcortical recordings in natural and artificially induced sleep in cats. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1953**, 5: 75-90.
- HESS, W. R. Das Schlafsyndrom als Folge dienzephaler Reizung. *Helv. physiol. pharmacol. Acta*, **1944**, 2: 305-344.
- HESS, W. R. *Das Zwischenhirn*. Schwabe, Basel, **1949**, 218 p.
- HOUSEPIAN, E. M. and PURPURA, D. P. Electrophysiological studies of subcortical-cortical relations in man. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1967**, 23: 410-428.

- Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1963**, *15*: 20–28.
- HUNTER, J. and JASPER, H. H. Effects of thalamic stimulation in unanaesthetized animals. The arrest reaction and petit mal-like seizures, activation patterns and generalized convulsions. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1949**, *1*: 305–324.
- JASPER, H. H. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular system. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1949**, *1*: 405–420.
- JASPER, H., NAQUET, R. and KING, E. E. Thalamocortical recruiting responses in sensory receiving areas in the cat. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1955**, *7*: 99–114.
- KITSIKIS, A., HORVATH, F. et ROUGEUL, A. Effets corticographiques et comportementaux de la stimulation électrique du striatum chez le singe. *J. Physiol. (Paris)*, **1966**, *58*: 240–241.
- KRAUTHAMER, G. et ALBE-FESSARD, D. Inhibition d'activités évoquées corticales et sous-corticales par la stimulation des noyaux de la base et des régions limitrophes de la capsule interne. *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, **1961**, *155*: 1443–1450.
- KRAUTHAMER, G. and ALBE-FESSARD, D. Inhibition of non-specific sensory activities following striopallidal and capsular stimulation. *J. Neurophysiol.*, **1965**, *28*: 100–124.
- MAHUT, H. Effects of subcortical electrical stimulation on discrimination learning in cats. *J. comp. physiol. Psychol.*, **1964**, *58*: 390–395.
- MCLENNAN, H., EMMONS, P. R. and PLUMMER, P. M. Some behavioral effects of stimulation of the caudate nucleus in unrestrained cats. *Canad. J. Physiol. Pharmacol.*, **1964**, *42*: 329–339.
- MONNIER, M. Action de la stimulation électrique du centre somnogène sur l'électrocorticogramme chez le chat. *Rev. neurol.*, **1950**, *83*: 561–563.
- PARMEGGIANI, P. L. Sleep behaviour elicited by electrical stimulation of cortical and subcortical structures in the cat. *Helv. physiol. pharmacol. Acta*, **1962**, *20*: 347–367.
- PAVLOV, I. *Lectures on conditioned reflexes*. International Publishing Company, New York, **1928**, 414 p.
- PECCI-SAAVEDRA, J., DOTY, R. W. and HUNT, H. B. Conditioned reflexes elicited in squirrel monkeys by stimuli producing recruiting responses. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1965**, *19*: 492–500.
- PERRET, C. et ROUGEUL, A. Suppression du mouvement volontaire par stimulation du thalamus médian chez le chat. *J. Physiol. (Paris)*, **1964**, *56*: 421.
- PURPURA, D. P. Nature of electrocortical potentials and synaptic organizations in cerebral and cerebellar cortex. *Int. Rev. Neurobiol.*, **1959**, *1*: 47–163.
- ROUGEUL, A. Effets inhibiteurs de la stimulation électrique du noyau caudé sur certaines catégories de mouvements "volontaires" chez le chat libre. *J. Physiol. (Paris)*, **1963**, *55*: 331–332.
- ROUGEUL, A. Inhibition de l'activité motrice par stimulation centrale chez l'animal libre. *Actualités neurophysiol.*, **1965**, *6*: 183–200.
- RUBINSTEIN, E. H. and DELGADO, J. M. R. Inhibition induced by forebrain stimulation in the monkey. *Amer. J. Physiol.*, **1963**, *205*: 941–948.
- SAKHIULINA, G. T. and MERZHANOVA, G. K. The recruiting response mechanism used as a conditional stimulus for the elaboration of the defensive conditioned reflex. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1964**, *17*: 497–505.
- SAKHIULINA, G. T. and MERZHANOVA, G. K. Stable changes in the pattern of the recruiting response associated with a well established conditioned reflex. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1966**, *20*: 50–58.
- SCHLAG, J. and BALVIN, R. Background activity in the cerebral cortex and reticular formation in relation with the electroencephalogram. *J. exp. Neurol.*, **1963**, *8*: 203–219.
- SPENCER, W. A. and BROOKHART, J. M. Electrical patterns of augmenting and recruiting waves in depths of sensorimotor cortex of cat. *J. Neurophysiol.*, **1961**, *24*: 26–49.
- TSUBOKAWA, T. The relationship between the human cortical recruiting responses and consciousness. *Folia psychiat. neurol. jap.*, **1964**, *18*: 327–336.
- WEINBERGER, N. M., VELASCO, M. and LINDSLEY, D. B. Effects of lesions upon thalamically induced electrocortical desynchronization and recruiting. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1965**, *18*: 369–377.
- YAMAGUCHI, N., LING, G. M. and MARCZYNSKI, T. J. Recruiting responses observed during wakefulness and sleep in unanesthetized chronic cats. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **1964**, *17*: 246–254.
- ZILBER, N. et BUSER, P. Structures acheminant les influx sensoriels vers le cortex moteur chez le chat. *J. Physiol. (Paris)*, **1963**, *55*: 358.

PRINTED IN THE NETHERLANDS